云 南 植 物 研 究 2010，32(4)：367～377
Acta Botanica Yunnanica DOI：10.3724/SP.J.1143.2010.10064

西双版纳热带季节雨林145个树种繁殖体特征*

杨小飞[1,2]，唐 勇[1**]，曹 敏[1]
（1 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室，云南 勐腊 666303；
2 中国科学院研究生院，北京 100049）

摘要：分析了西双版纳热带季节雨林20公顷动态监测样地中145个树种的繁殖体特征。结果表明：雨季散布的种类最多（71.03%），在雾凉季及干热季散布的种类相对较少；果实类型以核果，蒴果，浆果居多，黑色、黄色、褐色果实最为常见；动物散布的种类最多（56.55%），其次为机械散布，独立散布，风力散布；大种子树种（种子最大长度>10 mm）较占优势（53.10%）；树种单粒种子重量从 2.3×10^{-5}～22.29 g不等，但76.55%的种子的重量集中在0.01～10 g之间；干热季散布的种子平均重量显著高于雨季和雾凉季；独立散布的种子重量最大，风力散布的种子重量最小，而机械弹射的种子重量和动物散布的种子重量之间差异不显著；树种的成年个体最大胸径与种子重量之间存在显著正相关。

关键词：果实；种子；繁殖体特征；热带季节雨林
中图分类号：Q 948 **文献标识码**：A **文章编号**：0253-2700(2010)04-367-11

Diaspore Traits of 145 Tree Species from a Tropical Seasonal Rainforest in Xishuangbanna，SW China

YANG Xiao-Fei[1,2]，TANG Yong[1**]，CAO Min[1]
（1 *Key Laboratory of Tropical Forest Ecology*，*Xishuangbanna Tropical Botanical Garden*，*Chinese Academy of Sciences*，Mengla 666303，China；2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*，Beijing 100049，China）

Abstract：In this paper，we described fruit and seed traits of 145 tree species from a 20 ha tropical seasonal rainforest dynamics plot. The fruiting of most tree species occurred in rainy season（71.03%）. Fewer species had fruit in dry season. Flesh fruits，such as drupes，capsules and berries，were very common in the plot and，fruits were mainly black，yellow and brown colored. Most species were animal dispersed（56.55%）. Species with large seeds（maximum seed length >10 mm）were predominate（53.10%），followed by medium-sized seeds（2－10 mm），and small seeds（<2 mm in length）. Seed mass varied from 2.3×10^{-5} to 22.29 g，the majority of species（76.55%）produced seeds with a mass ranged from 0.01 to 10 g. The mass of seeds collected exhibited a significant seasonal changes. Seeds collected in rainy season were heaver than seeds collected in dry season. Unassisted dispersal species tended to have large seed，and species dispersed by wind tended to have small seeds. A significant positive correlation was found between the seed mass and maximum DBH of the species.

Key words：Fruits；Seeds；Diaspore traits；Tropical seasonal rainforest

在长期的自然选择过程中，植物发展了多种多样的繁殖体特征，主要包括果实类型、果实颜色、种子散布模式，种子大小和形状以及种子重量等（Primack，1987；Cornelissen等，2003）。这

* 基金项目：国家科技支撑计划（2008BAC39B02）和中国科学院知识创新工程重要方向项目（KZCX2-YW-430）
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：Tangy@xtbg.ac.cn
收稿日期：2010-03-23，2010-05-27接受发表
作者简介：杨小飞（1984－ ）男，硕士研究生，主要从事植物生态学研究。

些繁殖体特征在植物的生活史过程中起着重要的作用并深刻地影响着许多复杂的生态学过程，如种子散布（Willson and Traveset，1992；Westoby等，1996；Butler等，2007）、种子在土壤种子库的存留（Moles等，2000；Funes等，2007；Yu等，2007）、种子萌发（Bu等，2007；Norden等，2009）及幼苗定居（Leishman and Westoby，1994b；Jakobsson and Eriksson，2000）。植物群落中种子数量－种子重量的权衡普遍存在，大种子树种通常产生少量具有丰富营养物质的大种子，能够发展出具有较强竞争力的健壮幼苗，而小种子树种则采取数量取胜的策略产生大量的小种子，增加种子到达合适生境的机会（Venable，1992）。不同种类的植物采取多样的散布模式到达新的生境，从而维持种群的延续并形成多样化的分布格局（Carlquist，1967；Venable and Brown，1988；Nathan and Muller-Landau，2000；Wang and Smith，2002）。

在植物的繁殖体特征中，种子重量受关注最多（Westoby等，1992；Leishman等，2000；Moles等，2005）。种子重量范围 10^{-6}～10^{5} g不等，横跨11个数量级，不仅在不同种群之间存在差异，在种群内部个体之间也不同（Harper等，1970）。Moles等（2004）的研究表明，种子重量与植株高度之间存在显著正相关，同时还与植物生活型有关：乔木和藤本植物的种子重量比灌木大，而灌木的种子重量又比草本植物大（Leishman and Westoby，1994a；Leishman等，1995）。环境异质性（如光照、水分、土壤因子、干扰程度等）对植物的种子重量也有较大的影响（Foster and Janson，1985；Metcalfe and Grubb，1995）。

国内关于植物繁殖体特征的研究大多集中在种子大小变异理论及相关研究的综述（张世挺等，2003；武高林等，2006；于顺利等，2007；武高林和杜国祯，2008）。如仲延凯等（2001）在内蒙古草原对120种植物种子的大小和重量的研究表明，种子数量和重量之间存在显著的相关性。刘志明等（2003；2004）在科尔沁沙地区域对70种植物的种子大小和形状的比较也显示种子的大小、形状和重量等特征与植物繁殖策略密切相关。部分学者还探讨了种子大小与种子萌发、幼苗建立的关系（刘振恒等，2006）。

西双版纳地处热带北缘，季节性明显，有着发育完好的热带季节雨林，生物多样性极其丰富（朱华，2007）。尽管许多学者对该地区的热带雨林有着大量研究，但对植物繁殖体特征的报道极少（Chen等，2004）。本研究拟以西双版纳20公顷热带季节雨林动态监测样地为对象，分析样地内145个乔木树种的繁殖体特征，并初步探讨种子重量的变异与种子散布模式，散布季节，以及与成年个体大小之间的关系。

1 材料与方法

1.1 样地概况

西双版纳20公顷热带季节雨林动态监测样地位于西双版纳傣族自治州勐腊县补蚌村南贡山东部斑马山脚（101°34′26″～47″E，21°36′42″～58″N）。该区域年平均气温为21.5℃，年平均降雨量约1 400 mm，全年可分为雾凉季（11月～翌年2月），干热季（3月～4月）和雨季（5月～10月）（李晓亮等，2009）。样地东西长500 m，南北长400 m，海拔高度为709.27～869.14 m。样地内地形变化比较复杂，3条溪流平缓流经样地的沟谷，沟谷两侧坡度较大。样地主要森林类型是以龙脑香科的望天树（*Parashorea chinensis*）为优势树种的热带季节雨林。样地内共记录了胸径≥1 cm的乔木95 834株，乔木种类468种，隶属于213属和70科。主要优势种为望天树（*Parashorea chinensis*）、假海桐（*Pittosporopsis kerrii*）、毛猴欢喜（*Sloanea tomentosa*）、云树（*Garcinia cowa*）、蚁花（*Mezzettiopsis creaghii*）和短刺椎（*Castanopsis echidnocarpa*）等（兰国玉等，2008）。

1.2 果实和种子的采集和参数的测定

本次研究的种子采集于西双版纳热带季节雨林20公顷样地中。从2008年12月至2009年11月，于各树种的果熟期进入样地采摘成年个体植株上的成熟果实或收集散落至地面的成熟果实或种子。将采集的样品带回室内进行处理，剥离果肉并清洗，筛选完好干净的种子，并鉴定到种的水平。

本研究测定的各项繁殖体特征见表1。各树种成年植株大小通过样地内该树种最大胸径（maximum DBH）个体来代表（Chave等，2003；Kraft等，2008）；种子大小以种子最大长度来表示，使用电子游标卡尺（适于大、中粒）和带标尺的显微镜（适于小粒）进行测量；种子重量指一个种的平均种子干重（单位：g），将处理完好的种子置于80℃烘箱中48 h后，用精度为0.01 g的SA210型电子天平（Scientech Boulder，Colorado，USA）测定；根据果实或种子的形态结构、外观及其附属结构，已发表的文献资料和野外的直接观察来判断各个树种主要的种子散布模式（Cornelissen等，2003）。

表1　本研究测定的各项参数描述

Table 1　Definitions and categories of parameters in this study

参数 Parameters	特征 Characteristics
季节（season）	雾凉季（Cool dry season）：11 月～翌年 2 月；干热季（Hot dry season）：3～4 月；雨季（Rainy season）：5～10 月。
果实类型（Fruit type）	肉质果（Fleshy fruit）：核果（Drupe），浆果（Berry），聚花果（Sycarp）；干果（Dry fruit）：蒴果（Capsule），荚果（Pod），蓇葖果（Follicle），翅果（Samara），坚果（Nut）。
果实颜色（Fruit colour）	红色（Red），黄色（Yellow），褐色（Brown），绿色（Green），蓝色（Blue），紫色（Purple），黑色（Black），白色（White）。
散布模式（Dispersal mode）	（1）动物散布（Animal dispersal）：种子表面具有刺、芒、钩等附属结构和粘性物质的种子可以附着在动物体表从而被传播到远离母体植株的地方；一些具有鲜艳颜色的肉质果、浆果、营养物质丰富的大种子可以被动物、鸟类、蝙蝠等取食，但种子不消化并被排泄出来。 （2）独立散布（Unassisted dispersal）：种子或果实没有明显能够帮助长距离散布的结构，也不具有吸引食果动物的可食部分或者营养物质，仅仅被动散落在成年个体周围的散布方式。 （3）风力散布（Wind dispersal）：种子极小或者具有冠毛、长毛、簇毛、具翅，从而能够借助风力传播到远处。 （4）机械弹射（Ballistic dispersal）：当果实成熟时果皮开裂，种子弹射出去，如蒴果或者蓇葖果果实。
种子大小（Seed size）	种子大小以种子最大长度（Seed length）为标准：小粒（Small）＜2 mm；中粒（Medium）：2～10 mm；大粒（Large）＞10 mm。
种子重量（Seed mass）	种子重量以重量级分为 7 级，SM 代表种子平均重量.（1：SM＜10^{-4} g；2：10^{-4}≤SM＜10^{-3} g；3：10^{-3}≤SM＜10^{-2} g；4：10^{-2}≤SM＜10^{-1} g；5：10^{-1}≤SM＜1 g；6：1≤SM＜10 g；7：SM＞10 g）。

1.3　统计分析

在物种水平上，不同季节、不同散布模式之间的树种种子重量用方差分析（ANOVA）和多重比较（LSD）方法。各树种按照散布模式分为动物散布和非动物散布两种类型，成年植株个体大小与种子重量之间的关系用简单线性回归（simple linear regression）方法，显著性水平取 0.05。为满足正态性，种子重量和成年个体最大胸径数据进行了对数转换，采用 SPSS16.0 和 SigmaPlot 进行数据的统计分析和作图。

2　结果

2.1　科属组成

截止 2009 年 11 月底，共收集到 145 种乔木的果实或者种子，分属于 104 个属和 46 个科（表 2），其中雨季收集到 103 种，雾凉季和干热季分别收集到 22 种和 20 种。主要的优势科为樟科（Lauraceae）13 种，楝科（Meliaceae）和桑科（Moraceae）各 12 种，豆科（Leguminosae）10 种，有 21 个科只收集到一个种。在一年的采集期内，样地内的优势树种如望天树、假海桐、木奶果（*Baccaurea ramiflora*）、云树和短刺椎等均大量结实。

2.2　果实类型和颜色

在收集到的 145 个种中，92 种的果实为肉质果，占种类数的 63.45%。其中核果类 55 种（占肉质果类型 59.78%），如优势种假海桐、蚁花；浆果类 25 种（占肉质果类型 27.17%），如云树、木奶果；聚花果类 12 种（占肉质果类型 13.04%），主要为青藤公（*Ficus langkokensis*）、水同木（*Ficus fistulosa*）等占优势的桑科植物。干果类 53 种，占种类数的 36.55%。其中蒴果类 32 种（占干果类型 60.38%），如红光树（*Knema furfuracea*），荚果类 10 种（占干果类型 18.87%），全部为豆科种类；蓇葖果类 5 种，如假苹婆（*Sterculia lanceolata*）；坚果类 3 种，为壳斗科的短刺锥、红锥（*Castanopsis hystrix*）和杯丝锥（*Castanopsis calathiformis*）；翅果类只收集到 3 种（占干果类型 5.66%），包括望天树（图 1：A）。

果实颜色丰富多样，本研究中分别将紫红色、紫黑色、橙黄色三种颜色各自归并到红色、黑色、黄色类型。从图 1：B 来看，具有黑色、黄色、褐色果实类型的树种最为常见，分别占收集种类数的 25.52%；25.52%；21.38%，且大部分为肉质果。其次为红色果实类型的树种（占 17.93%）。本研究中绿色、蓝色、白色果实类型的树种十分少见，均为肉质果，唯一的白色果实

表2 西双版纳热带季节雨林20公顷样地内145个树种名录

Table 2 List of 145 tree species in Xishuangbanna Tropcial Seasonal Rainforest Dynamics Plot

种名 species	所属科 Family	种名 species	所属科 Family
傣槭 *Acer garrettii*	Aceraceae	尖叶厚壳桂 *Cryptocarya acutifolia*	
水东哥 *Saurauia tristyla*	Actinidiaceae	云南厚壳桂 *C. yunnanensis*	
毛八角枫 *Alangium kurzii*	Alangiaceae	网叶山胡椒 *Lindera metcalfiana* var. *dictyophylla*	
大果人面子 *Dracontomelon macrocarpum*	Anacardiaceae	五桠果叶木姜子 *Litsea dilleniifolia*	
林生杧果 *Mangifera sylvatica*		滇南木姜子 *L. garrettii*	
南酸枣 *Choerospondias axillaris*		香花木姜子 *L. panamanja*	
野漆 *Toxicodendron succedaneum*		思茅木姜子 *L. pierrei* var. *szemois*	
腺叶暗罗 *Polyalthia simiarum*	Annonaceae	垂穗金刀木 *Barringtonia pendula*	Lecythidaceae
楔叶密榴木 *Miliusa cuneata*		顶果木 *Acrocarpus fraxinifolius*	Leguminosae
蚁花 *Mezzettiopsis creaghii*		海红豆 *Adenanthera pavonina* var. *microsperma*	
银钩花 *Mitrephora thorelii*		楹树 *Albizia chinensis*	
云南银钩花 *M. wangii*		白花合欢 *A. crassiramea*	
中华野独活 *Miliusa sinensis*		光叶合欢 *A. lucidior*	
糖胶树 *Alstonia scholaris*	Apocynaceae	香合欢 *A. odoratissima*	
短序鹅掌柴 *Schefflera bodinieri*	Araliaceae	云南棋子豆 *Cylindrokelupha yunnanensis*	
鹅掌柴 *S. octophylla*		黑黄檀 *Dalbergia fusca*	
幌伞枫 *Heteropanax fragrans*		云南红豆 *Ormosia yunnanensis*	
文山鹅掌柴 *Schefflera fengii*		猴耳环 *Pithecelobium clypearia*	
中华鹅掌柴 *S. chinensis*		绒毛紫薇 *Lagerstroemia tomentosa*	Lythraceae
火烧花 *Mayodendron igneum*	Bignoniaceae	大叶玉兰 *Magnolia henryi*	Magnoliaceae
木蝴蝶 *Oroxylum indicum*		滇桂木莲 *Manglietia forrestii*	
小萼菜豆树 *Radermachera mirocalyx*		合果木 *Paramichelia baillonii*	
羽叶楸 *Stereospermum colais*		缩序米仔兰 *Aglaia abbreviata*	Meliaceae
破布木 *Cordia dichotoma*	Boraginaceae	多蕊崖摩 *Amoora duodecimantha*	
多花白头树 *Garuga floribunda* var. *gamblei*	Burseraceae	滇南溪桫 *Chisocheton siamensis*	
橄榄 *Canarium tonkinense*		毛麻楝 *Chukrasia tabularis* var. *velutina*	
毗黎勒 *Terminalia bellirica*	Combretaceae	灰毛浆果楝 *Cipadessa cinerascens*	
千果榄仁 *T. myriocarpa*		红果坚木 *Dysoxylum binectariferum*	
望天树 *Parashorea chinensis*	Dipterocarpaceae	密花坚木 *D. densiflorum*	
野柿 *Diospyros kaki* var. *silvestris*	Ebenaceae	皮孔坚木 *D. lenticellatum*	
长芒杜英 *Elaeocarpus apiculatus*	Elaeocarpaceae	川楝 *Melia toosendan*	
滇南杜英 *E. austroyunnanensis*		红椿 *Toona ciliata*	
毛猴欢喜 *Sloanea tomentosa*		鹧鸪花 *Trichilia connaroides*	
木奶果 *Baccaurea ramiflora*	Euphorbiaceae	割舌树 *Walsura robusta*	
秋枫 *Bischofia javanica*		见血封喉 *Antiaris toxicaria*	Moraceae
棒柄花 *Cleidion brevipetiolatum*		猴子瘿袋 *Artocarpus pithecogallus*	
白楸 *Mallotus paniculatus*		胭脂 *A. tonkinensis*	
浆果乌桕 *Sapium baccatum*		构树 *Broussonetia papyrifera*	
杯丝锥 *Castanopsis calathiformis*	Fagaceae	高山榕 *Ficus altissima*	
短刺锥 *C. echidnocarpa*		大果榕 *F. auriculata*	
红锥 *Castanopsis hystrix*		垂叶榕 *F. benjamina*	
云树 *Garcinia cowa*	Guttiferae	水同木 *F. fistulosa*	
大叶藤黄 *G. xanthochymus*		对叶榕 *F. hispida*	
版纳藤黄 *G. xipshuanbannaensis*		青藤公 *F. langkokensis*	
假海桐 *Pittosporopsis kerrii*	Icacinaceae	鸡嗉子榕 *F. semicordata*	
长柄油丹 *Alseodaphne petiolaris*	Lauraceae	棒果榕 *F. subincisa*	
紫叶琼楠 *Beilschmiedia purpurascens*		风吹楠 *Horsfieldia glabra*	Myristicaceae
钝叶桂 *Cinnamomum bejolghota*		琴叶风吹楠 *H. pandurifolia*	
坚叶樟 *C. chartophyllum*		滇南风吹楠 *H. tetratepala*	
云南樟 *C. glanduliferum*		红光树 *Knema furfuracea*	
细毛樟 *C. tenuipilis*		小叶红光树 *K. globularia*	

续表2

种名 species	所属科 Family	种名 species	所属科 Family
云南肉豆蔻 *Myristica yunnanensis*		野荔枝 *Litchi chinensis* var. *euspontanea*	
密花树 *Myrsine seguinii*	Myrsinaceae	韶子 *Nephelium chryseum*	
短序蒲桃 *Syzygium brachythyrsum*	Myrtaceae	绒毛番龙眼 *Pometia tomentosa*	
乌墨 *S. cumini*		龙果 *Pouteria grandifolia*	Sapotaceae
阔叶蒲桃 *S. latilimbum*		绒毛肉实树 *Sarcosperma kachinense*	
高檐蒲桃 *S. oblatum*		光序肉实树 *S. kachinense* var. *simondii*	
小果山龙眼 *Helicia cochinchinensis*	Proteaceae	八宝树 *Duabanga grandiflora*	Sonneratiaceae
滇刺枣 *Ziziphus mauritiana*	Rhamnaceae	云南瘿椒树 *Tapiscia yunnanensis*	Staphyleaceae
竹节树 *Carallia brachiata*	Rhizophoraceae	大果山香圆 *Turpinia pomifera*	
大果臀果木 *Pygeum macrocarpum*	Rosaceae	窄叶半枫荷 *Pterospermum lanceaefolium*	Sterculiaceae
臀果木 *P. topengii*		假苹婆 *Sterculia lanceolata*	
团花 *Anthocephalus chinesis*	Rubiaceae	越南山矾 *Symplocos cochinchinensis*	Symplocaceae
铁屎米 *Canthium parvifolium*		四数木 *Tetrameles nudiflora*	Tetramelaceae
截萼粗叶木 *Lasianthus verticillatus*		西南木荷 *Schima wallichii*	Theaceae
染木树 *Saprosma ternata*		厚皮香 *Ternstroemia gymnanthera*	
尖叶木 *Urophyllum chinense*		破布叶 *Microcos paniculata*	Tiliaceae
华南吴茱萸 *Evodia austrosinensis*	Rutaceae	糙叶树 *Aphananthe aspera*	Ulmaceae
楝叶吴茱萸 *E. glabrifolia*		山黄麻 *Trema orientalis*	
山小橘 *Glycosmis pentaphylla*		云南石梓 *Gmelina arborea*	Verbenaceae
小芸木 *Micromelum integerrimum*		黄毛豆腐柴 *Premna fulva*	
滨木患 *Arytera littoralis*	Sapindaceae	密花火筒树 *Leea compactiflora*	Vitaceae
山木患 *Harpullia cupanioides*			

种类是常见于样地沟谷溪流岸边的水东哥（*Saurauia tristyla*）。

2.3　散布模式

收集到的 145 种中 82 种的果实或种子（占种类数 56.55%）为动物散布。动物散布的果实类型主要为具有丰富营养物质的核果和浆果，如木奶果和大叶藤黄等；以机械弹射方式散布的树种占 20.69%，主要果实类型为蒴果、荚果和蓇葖果，如海红豆；独立散布类型的树种占 12.41%，如垂穗金刀木、紫叶琼楠；风力传播的种类最少，占 10.35%，如毛麻楝、四数木等树种果实成熟开裂之后，具有膜质翅的大量微小质轻种子随风四处散布（图 1：C）。

2.4　种子大小、种子重量

种子长度 10 mm 以上的大种子树种较多（77 种），占种类总数的 53.10%，如垂穗金刀木种子为梭形，其平均长度为 81.37 mm。中等大小（2～10 mm）的种子占种类总数的 33.11%。种子长度<2 mm 的小种子种类占 13.79%，种子长度最小的为尖叶木，不足 0.1 mm（图 1：D）。尽管多数桑科植物的果实较大，却产生大量的小种子。本研究大部分小种子树种的果实普遍较小，如千果榄仁、四数木果实，都聚集成穗状果穗。

种子重量分为 7 级。收集到的树种种子单粒重量从 2.3×10^{-5}～22.29 g 不等，76.55%的树种种子重量集中在 0.01～10 g 之间（111 种），其中 5 级（0.1～1 g）最多。种子重量最大的为垂穗金刀木，其种子干重达 22.29 g；种子重量最小的为四数木，单粒重量不足 3×10^{-5} g（图 1：E）。

2.5　种子重量与季节、散布模式及成年植株大小的关系

不同季节收集到的种子重量存在显著差异。在干热季收集到的所有种类的平均种子重量显著高于雨季（$P<0.001$）和雾凉季（$P<0.05$）。例如干热季成熟的林生芒果、紫叶琼楠及云南肉豆蔻等树种均产生较大的果实和种子。尽管在雨季和雾凉季期间散布的果实和种子较多，但在这两个季节树种的平均种子重量之间没有显著差异（$P>0.05$，图 2：A）。

独立散布模式的种子重量显著地高于其它三类散布模式（$P<0.001$），如分布在样地陡坡上的长柄油丹、紫叶琼楠和垂穗金刀木，由于自

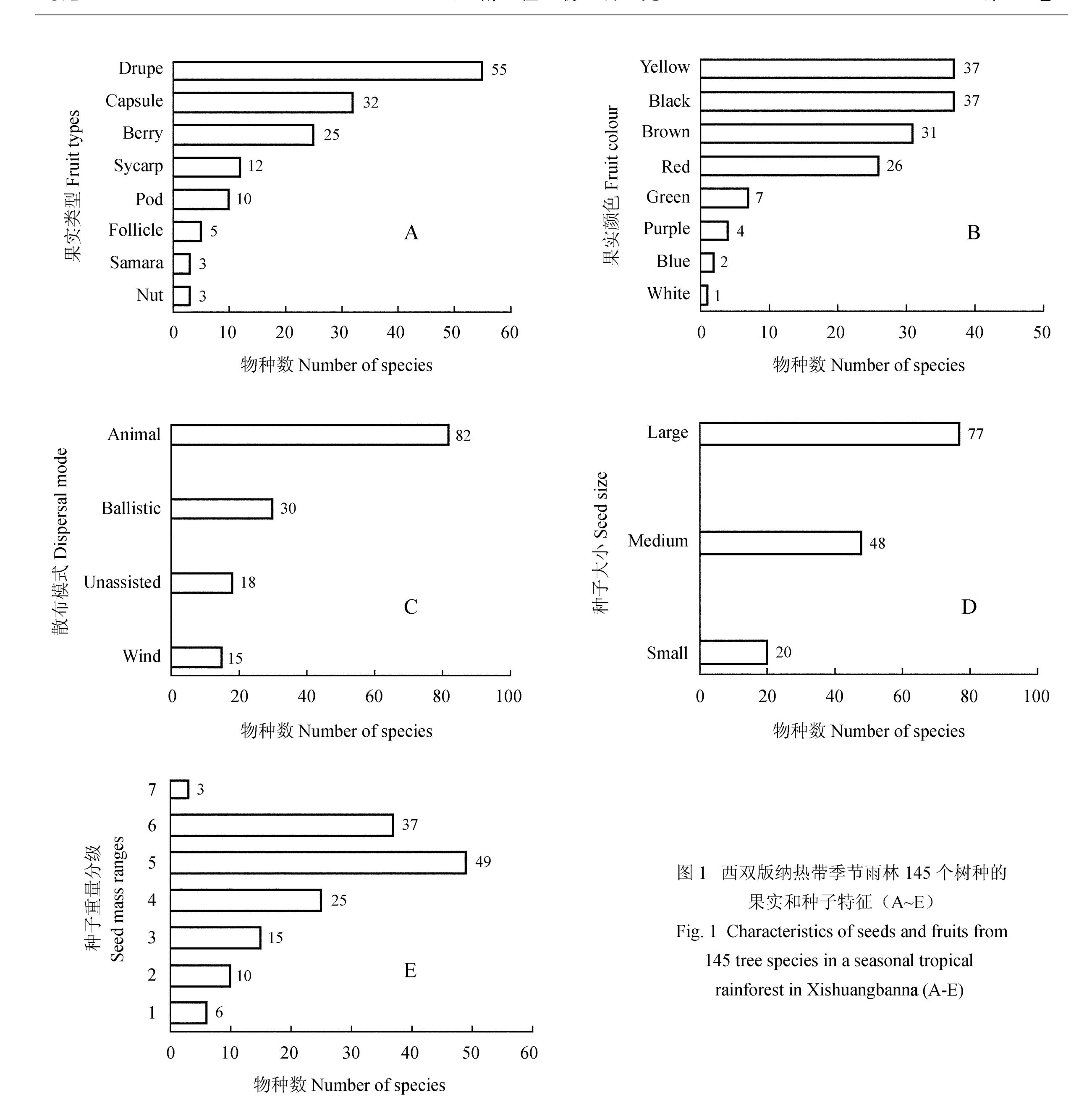
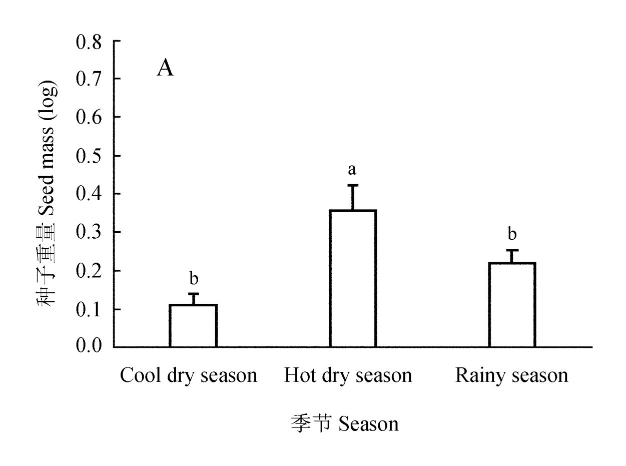


图 1　西双版纳热带季节雨林 145 个树种的果实和种子特征（A~E）

Fig. 1 Characteristics of seeds and fruits from 145 tree species in a seasonal tropical rainforest in Xishuangbanna (A-E)

身的种子重量很大，从母体植株上掉落之后，可以沿陡坡散布到距母树很远的距离。由风力传播的种子重量显著小于其它 3 种散布模式（$P<0.05$），例如四树木、八宝树、红椿等树种为了适应长距离散布而产生大量细小质轻的种子。动物散布类型和机械弹射类型之间的种子重量差异不显著（$P>0.05$，图 2：B）。

本研究中 145 个树种的成年个体最大胸径范围从 12～2277.1 mm 不等。样地内截萼粗叶木、尖叶木等树种胸径很小，其成年个体产生小粒、质轻的种子，随着树种成年个体的增大，果实或种子重量变异范围变大，样地内既有紫叶琼楠、多蕊崖摩等冠层树种产生大粒、较重的果实和种子，也有如高山榕、望天树等冠层树种产生大量小粒质轻的种子。物种水平上的相关分析结果表明（图 3），145 个树种的成年个体植株最大胸径与各树种的种子重量存在显著正相关（$P<0.05$）。就散布模式而言，动物散布类型的树种其成年个体最大胸径与其种子重量之间存在显著正相关（$P<0.05$）；而非生物散布模式的树种其成年个体最大胸径与种子重量之间则不存在相关关系（$P>0.05$）。



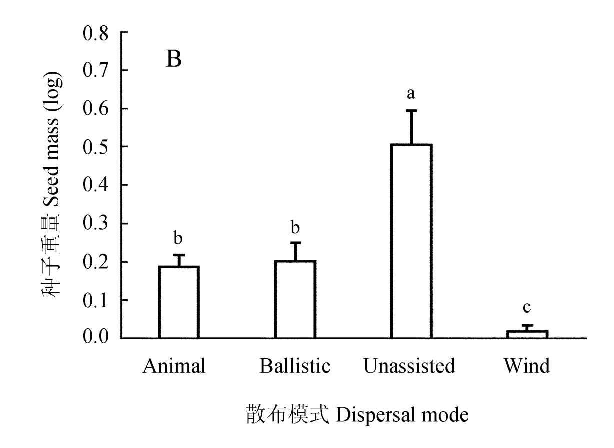


图 2　不同季节、不同散布模式对种子重量的影响（A，B）.（不同小写字母表示差异显著 $P<0.05$）
Fig. 2　Seed mass of tree species as a function of (A) their ripening season; (B) different dispersal mode (Treatments with different letters are significantly different at $P<0.05$)

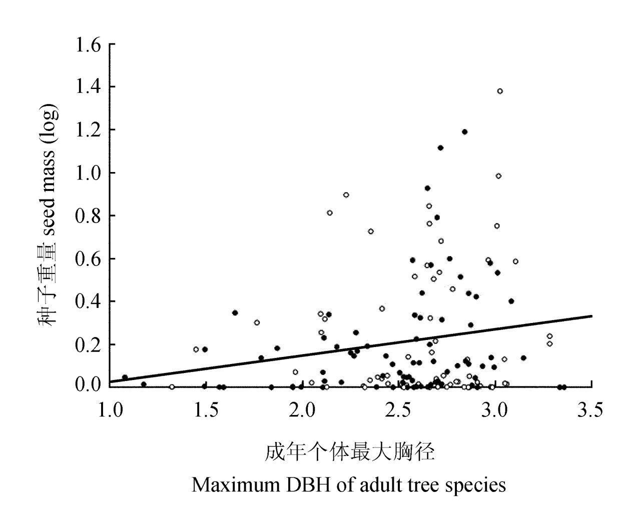


图 3　145 个树种成年个体最大胸径与种子重量的关系
○非动物散布方式；●动物散布方式
Fig. 3　Correlation between maximum adult DBH and seed mass of 145 tree species
○ abiotic dispersal; ● animal dispersal

3　讨论

西双版纳地区地处热带北缘，气候具有明显的季节性，大多数树种选择雨季开始散布成熟的果实或种子以利于种子的萌发和幼苗的建立，体现了植物的生活史对环境条件的适应（于洋等，2007）。本研究中在干热季进行种子散布的树种较少，而在雨季散布的种类最多（占 71%），Funch 等（2002）的研究也表明在雨季散布果实的树种比例高达 60%。雨季散布的种子能够很快萌发，充足的水分条件有利于新生幼苗的建立，如优势树种望天树在雨季大量散布种子，其幼苗可以迅速占领有利生境。李晓亮等（2009）的研究表明旱季的水分胁迫对幼苗的死亡影响极大，不同物种的幼苗对干旱胁迫的响应也不尽相同，如望天树幼苗在旱季死亡率极高（35.87%）。因而多数树种选择在雨季进行种子散布和幼苗建立应当是树种对季节性气候的一种长期生态适应。

果实和种子是热带地区许多食果动物的重要食物来源，果实类型和颜色、种子的大小和营养物质等特征对动物的食物选择及随后的种子散布具有较大影响（Fleming 等，1987；Willson，1989；Vander Wall，1990；Willson and Traveset，2000）。许多热带森林具有较高比例的肉质果类型树种，如哥斯达黎加（Frankie 等，1974），巴西（Funch 等，2002），新喀里多尼亚（Carpenter 等，2003）和印度（Selwyn and Parthasarathy，2006）等地的热带森林。Chen 等（2004）对西双版纳地区的植物果实特征研究发现，66%的植物种所结果实为肉质果，具有黑色、褐色、黄色等颜色的果实较为丰富。本研究中肉质果类型所占比例较高，黄色、黑色和褐色类型的果实较多，与其结果类似（图 1：A，B）。许多学者认为热带森林食果动物更倾向于取食颜色艳丽的果实或种子，因为在绿色叶片的背景下颜色鲜艳的果实更容易被发现（Yasuda 等，2005）。然而，Chen 等（2004）则认为热带森林中不同比例的果实类型和颜色可能是由该区域的植物科属组成、生活型和区域环境决定。

对植物种子大小在长期地质历史进程中变异的研究表明，暖湿与干冷气候的交替导致不同地质历史时期的植被类型变化，使得种子大小呈现出多样化的格局（Eriksson 等，2000）。本研究对世界主要热带地区不同群落类型树种的种子重量比较发现，尽管这些植物群落所处的区域不同，物种成分也不一致，然而种子重量通常跨越6、7个数量级，表现出较高的多样性（表3）。西双版纳季节雨林的太阳辐射呈现出季节变化，干热季太阳辐射总量和有效辐射量较高，而在雨季最低（张一平等，2005）。本研究结果发现在不同季节散布的树种种子重量存在显著差异，干热季收集到的种子明显较重，这很可能是由于干热季光温条件较好，昼夜温差大从而有利于干物质的积累。

关于种子重量与散布模式之间的关系早已有研究（Harper 等，1970）。Foster and Janson（1985）在玻利维亚热带森林中对203种木本植物的散布模式和种子重量的关系研究表明，散布模式是影响种子重量变异的重要因素。Hammond and Brown（1995）对圭亚那，秘鲁和巴拿马3个热带地区森林几百个树种种子重量的研究也认为，种子重量和散布模式之间存在重要的关系。此外，Moles and Westoby（2006）的研究认为，尽管种子大小与产量之间的权衡普遍存在，种子大小还与植物成年个体大小、植物体寿命、幼苗存活率等因素有关。本研究结果表明，不同的散布模式种类在种子重量上表现出差异，这可能是长期的自然选择导致不同的树种产生不同重量的种子以适应相应的散布模式。群落中树种成年植株的大小反映其获取光照、水分和土壤养分等资源的能力，本研究发现树种的种子重量与成年个体存在正相关关系。Leishman 等（2000）比较了8个温带地区不同植被类型下不同生活型的植物种子重量，就生活型而言，乔木和藤本植物的种子重量比灌木大，而灌木的种子重量又比草本植物大，表明植株大小确实影响了后代种子的重量，Moles 等（2004；2005）的研究进一步证实了上述观点。Rees and Venable（2007）研究认为，郁闭植物群落中植物之间争夺光照、水分和养分等资源的竞争较为激烈，大个体的树种产生大种子显然是有利于其后代幼苗在竞争激烈的环境下存活和建立。进一步的分析表明，动物散布类型树种的成年个体大小与种子重量之间具有显著的正相关，而在非动物散布模式类型的树种中却未发现相关关系。这表明树种的散布模式也可能会影响树种成年个体大小与种子重量的关系。

热带树种繁殖的年际间变化较大，许多种类需要间隔多年才结实，同时由于样地中稀有种类较多，本研究在一年的时间仅收集到约1/3种类的种子，因而无法全面地探讨该区域植物种的繁殖体特征。本研究仅对种子成熟的季节性、散布模式和植株大小等因素对种子的重量变异作了初步探讨，今后的相关研究应展开长期的种子收集并测量植物的繁殖体特征，在此基础上系统分析

表3 不同森林群落类型树种种子平均重量比较

Table 3 Comparison of mean seed mass with other forests community types

森林群落类型 Forest community types	物种数 No. of species	种子重量 Seed mass (g) 平均值（标准误） Mean (SD)	种子重量 Seed mass (g) 变异范围 (Range)	参考文献 Reference
湿润热带森林 Brazil, Amazonian wet tropical forests	319	7.8 (84.7)	1.5×10^{-4}-1500	(Norden 等，2009) (Table 1)
常绿林 India, Karnataka evengreen forests	90	1.4 (3.3)	2.1×10^{-3}-20	(Norden 等，2009) (Table 1)
湿润林 Ivory Coast, African wet forests	277	4.8 (13.2)	2.1×10^{-3}-100	(Norden 等，2009) (Table 1)
湿润林 Malaysia, Malaysia wet forests	114	2.9 (10.2)	2.0×10^{-4}-83	(Norden 等，2009) (Table 1)
低地湿性热带森林 Panama, BCI lowland moist tropical forests	237	0.6 (2.2)	3.5×10^{-5}-20.7	(Norden 等，2009) (Table 1)
热带森林 Guyana, Mabura Hill tropical forests	134	4.74 (3.38)	—	(Hammond and Brown, 1995) (Tabel 1)
热带季节雨林 China, Xishuangbanna Tropical seasonal rain forest	145	1.2 (2.8)	2.3×10^{-5}-22.29	本研究

种子植物功能特征的形成机制及其如何影响群落中复杂的生态学过程，进而探讨群落物种共存的可能机制。

总之，西双版纳热带季节雨林季节性非常明显，有着长达 6 个月的雨季。本文研究的 145 个树种的繁殖体特征丰富多样，大多数的树种集中在雨季进行种子散布，而旱季进行种子散布的树种较少；该群落树种的果实以肉质果类型为主，且多为黑色、褐色、黄色等颜色；动物散布是该森林群落树种的主要散布模式；大种子树种类型较为常见；该样地常见树种的种子重量与果实成熟季节、散布模式以及成年个体植株的大小等因素有密切关系，群落中各树种丰富多样的繁殖体特征应当是植物本身与环境长期适应的结果。

致谢　西双版纳热带雨林生态系统研究站邓晓保、马玖和张文富为本研究的野外种子采集工作提供了大力支持，王洪、崔景云、周仕顺、谭运洪等 4 位老师鉴定了部分种子，陈辉博士为本论文的撰写提出了宝贵意见。

〔参　考　文　献〕

Bu HY, Chen XL, Xu XL *et al.*, 2007. Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet plateau [J]. *Plant Ecology*, **191** (1): 127—149

Butler DW, Green RJ, Lamb D *et al.*, 2007. Biogeography of seed-dispersal syndromes, life-forms and seed sizes among woody rain-forest plants in Australia's subtropics [J]. *Journal of Biogeography*, **34** (10): 1736—1750

Carlquist S, 1967. The biota of long-distance dispersal. V. Plant dispersal to Pacific Islands [J]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **94** (3): 129—162

Carpenter RJ, Read J, Jaffré T, 2003. Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia [J]. *Journal of Tropical Ecology*, **19** (4): 351—365

Chave J, Condit R, Lao S *et al.*, 2003. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama [J]. *Journal of Ecology*, **91** (2): 240—252

Chen J, Fleming TH, Zhang L *et al.*, 2004. Patterns of fruit traits in a tropical rainforest in Xishuangbanna, SW China [J]. *Acta Oecologica*, **26** (2): 157—164

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E *et al.*, 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Australian Journal of Botany*, **51** (4): 335—380

Eriksson O, Friis EM, Löfgren PL, 2000. Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the Early Cretaceous to the Late Tertiary [J]. *The American Naturalist*, **156** (1): 47—58

Fleming TH, Breitwisch R, Whitesides GH, 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 91—109

Foster S, Janson CH, 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants [J]. *Ecology*, **66** (3): 773—780

Frankie GW, Baker HG, Opler PA, 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica [J]. *Journal of Ecology*, **62** (3): 881—919

Funch LS, Funch R, Barroso GM, 2002. Phenology of gallery and montane forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil [J]. *Biotropica*, **34** (1): 40—50

Funes G, Basconcelo S, Díaz S *et al.*, 2007. Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina [J]. *Seed Science Research*, **9** (4): 341—345

Hammond DS, Brown VK, 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests [J]. *Ecology*, **76** (8): 2544—2561

Harper JL, Lovell PH, Moore KG, 1970. The shapes and sizes of seeds [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**: 327—356

Jakobsson A, Eriksson OA, 2000. Comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants [J]. *Oikos*, **88** (3): 494—502

Kraft JBN, Valencia R, Ackerly DD, 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest [J]. *Science*, **322**: 580—582

Lan GY (兰国玉), Hu YH (胡跃华), Cao M (曹敏) *et al.*, 2008. Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: Species compositions and spatial distribution patterns [J]. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **32** (2): 287—298

Leishman MR, Westoby M, 1994a. Hypotheses on seed size: tests using the semiarid flora of western New South Wales, Australia [J]. *The American Naturalist*, **143** (5): 890—906

Leishman MR, Westoby M, 1994b. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions: experimental evidence from semi-arid species [J]. *Journal of Ecology*, **82** (2): 249—258

Leishman MR, Westoby M, Jurado E, 1995. Correlates of seed size variation: A comparison among five temperate floras [J]. *Journal of Ecology*, **83** (3): 517—529

Leishman MR, Wright IJ, Moles AT *et al.*, 2000. The Evolutionary Ecology of Seed Size [A]. In: Fenner M ed., Seeds:

The Ecology of Regeneration in Plant Communities [M]. 2nd. edition. Wallingford: CAB International, UK, 31—57

Li XL (李晓亮), Wang H (王洪), Zheng Z (郑征) *et al.*, 2009. Compositlon, spatial distribution and survival durling the dry season of tree seedlings in a tropical forest in Xishuangbanna, SW China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **33** (4): 658—671

Liu ZH (刘振恒), Xu XL (徐秀丽), Bu HY (卜海燕) *et al.*, 2006. Seed size variation and its relationship to germination for familiar species of Gramineae on the eastern Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Pratacultural Science* (草业科学), **23** (11): 53—57

Liu ZM (刘志民), Li RP (李荣平), Li XH (李雪华) *et al.*, 2004. A comparative study of seed weight of 69 species in Horqin sandyland, China [J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **28** (2): 225—230

Liu ZM (刘志民), Li XH (李雪华), Li RP (李荣平) *et al.*, 2003. A comparative study on diaspore of 70 species founding the sandy land of Horqin [J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), **12** (5): 55—61

Metcalfe DJ, Grubb PJ, 1995. Seed mass and light requirements for regeneration in Southeast Asian rain forest [J]. *Canadian Journal of Botany*, **73** (6): 817—826

Moles AT, Ackerly DD, Webb CO *et al.*, 2005. A brief history of seed size [J]. *Science*, **307**: 576—580

Moles AT, Falster DS, Leishman MR *et al.*, 2004. Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime [J]. *Journal of Ecology*, **92** (3): 384—396

Moles AT, Hodson DW, Webb CJ, 2000. Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora [J]. *Oikos*, **89** (3): 541—545

Moles AT, Westoby M, 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle [J]. *Oikos*, **113** (1): 91—105

Nathan R, Muller-Landau HC, 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, **15** (7): 278—285

Norden N, Daws MI, Antoine C *et al.*, 2009. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests [J]. *Functional Ecology*, **23** (1): 203—210

Primack RB, 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**: 409—430

Rees M, Venable DL, 2007. Why do big plants make big seeds? [J]. *Journal of Ecology*, **95** (5): 926—936

Selwyn MA, Parthasarathy N, 2006. Reproductive traits and phenology of plants in tropical dry evergreen forest on the Coromandel coast of India [J]. *Biodiversity amd Conservation*, **15** (10): 3207—3234

Vander Wall SB, 1990. Food Hoarding in Animals [M]. Chicago: University of Chicago Press, Illinois, USA

Venable DL, 1992. Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status [J]. *The American Naturalist*, **140** (2): 287—304

Venable DL, Brown JS, 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments [J]. *The American Naturalist*, **131** (3): 360

Wang BC, Smith TB, 2002. Closing the seed dispersal loop [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, **17** (8): 379—386

Westoby M, Jurado E, Leishman M, 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, **7** (11): 368—372

Westoby M, Leishman M, Lord J, 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **351**: 1309—1318

Willson MF, Irvine AK, Walsh NG, 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons [J]. *Biotropica*, **21** (2): 133—147

Willson MF, Traveset A, 2000. The Ecology of Seed Dispersal [A]. In: Fenner M ed., Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities [M]. 2nd. edition. Wallingford: CAB International, UK, 85—110

Wu GL (武高林), Du GZ (杜国祯), 2008. Relationships between seed size and seedling growth strategy of herbaceous plant: A review [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **19** (1): 191—197

Wu GL (武高林), Du GZ (杜国祯), Shang ZH (尚占环), 2006. Contribution of seed size and its fate to vegetation renewal: a review [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **17** (10): 1969—1972

Yasuda M, Miura S, Ishii N *et al.*, 2005. Fallen Fruits and Terrestrial Vertebrate Frugivores: A Case Study in a Lowland Tropical Rainforest in Peninsular Malaysia [A]. In: Forget PM, Lambert JE, Hulme PE *et al.*, eds. Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment. CAB International, Wallingford, UK, 151—174

Yu SL (于顺利), Chen HW (陈宏伟), Li H (李晖), 2007. Review of advances in ecology of seed mass [J]. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **31** (6): 989—997

Yu SL, Sternberg M, Kutiel P *et al.*, 2007. Seed mass, shape, and persistence in the soil seed bank of Israeli coastal sand dune flora [J]. *Evolutionary Ecology Research*, **9** (2): 325—340

Yu Y (于洋), Cao M (曹敏), Sheng CY (盛才余) *et al.*, 2007. Effect of dehydration and light on the germination of four rare and endangered tree species from a tropical seasonal

rain forest in Xishuangbanna, SW China [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **27** (9): 3556—3564

Zhang ST (张世挺), Du GZ (杜国祯), Chen JK (陈家宽), 2003. The present situation and prospect of studies on evolutionary ecology of seed size variation [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **23** (2): 353—364

Zhang YP (张一平), Dou JX (窦军霞), Yu GR (于贵瑞) *et al*., 2005. Characteristics of solar radiation and its distribution above the canopy of tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China [J]. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), **27** (5): 17—25

Zhong TK (仲延凯), Bao QH (包青海), Sun W (孙维) *et al*., 2001. The influence of mowing on seed amount and composition in soil seed bank of typical steppe Ⅲ Size and weight of seeds of 120 plant species [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol* (内蒙古大学学报 (自然科学版)), **32** (3): 281—286

Zhu H (朱华), 2007. On the classification of forest vegetation in Xishuangbanna, Southern Yunnan [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **29** (4): 377—387

*　*　*　*　*　*　*　*　*　*　*　*　*　*　*